

Montori, A. (2014). Tritón jaspeado – *Triturus marmoratus*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Salvador, A., Martínez-Solano, I. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.  
<http://www.vertebradosibericos.org/>

## **Tritón jaspeado – *Triturus marmoratus* (Latreille, 1800)**

**Albert Montori**

Departament de Biologia Animal (Vertebrats), Universitat de Barcelona

Versión 16-10-2014

Versiones anteriores: 12-02-2010



© A. Montori.

### Descripción del adulto

Es un urodelo que en estado adulto presenta una talla comprendida entre los 110 y 160 mm. El cuerpo es robusto y es de sección subcircular, algo aplanado dorso-ventralmente. La cola tiene una longitud algo inferior al cuerpo, aunque puede llegar a representar el 50% de la longitud corporal. Está fuertemente comprimida lateralmente y es mucho más gruesa en su segmento proximal, donde presenta una sección casi circular aplanándose rápidamente. La cola termina en punta y no presenta filamento caudal.

La cabeza, casi tan ancha como larga, está ligeramente deprimida. El morro es ancho y redondeado. Los lóbulos labiales se encuentran muy desarrollados durante el celo, especialmente en las hembras. Los ojos son prominentes y situados en posición lateral. El iris es dorado o cobrizo y está pigmentado de negro. Las parótidas son poco aparentes y situadas a ambos lados de la parte posterior de la cabeza. El pliegue gular es muy patente. Durante el periodo de celo los machos presentan una cresta dorso-caudal muy desarrollada, de borde algo ondulado. Ésta se inicia en el espacio interorbitario creciendo progresivamente en altura en el primer tercio. Desciende en altura hacia los miembros posteriores y vuelve a aumentar en la cola finalizando en una punta muy alargada. La cresta caudal está desarrollada en la zona ventral de la cola y disminuye de tamaño bruscamente al aproximarse a la cloaca. Los ejemplares más viejos pueden presentar la cresta caudal muy replegada. Después del celo la cresta se reabsorbe rápidamente. La hembra carece de cresta dorsal y presenta un pequeño surco en su lugar. En la cola este sexo presenta una cresta baja en la parte superior y una carena en la parte inferior. Las extremidades están bien desarrolladas y tienen los dedos libres, delgados, largos y algo aplanados. La piel es rugosa con numerosas granulaciones y poros, mucho más aparentes en la fase de vida terrestre. Éstas son mucho más abundantes en el dorso y especialmente en la región parotoidea, entre las extremidades y en la cloaca. El número de granulaciones y poros disminuye progresivamente hacia el vientre que es muy liso. La piel de la zona ventral es muy delgada y a menudo deja ver por transparencia el contenido abdominal. La cloaca es globosa. En el macho es semiesférica, muy hinchada durante el celo y tiene una abertura longitudinal larga. En la hembra está menos desarrollada, es de sección más oval y presenta numerosas papilas.



**Figura 1.** Hembra de tritón jaspeado. © Albert Montori.



**Figura 2.** Aspecto ventral de la hembra de tritón jaspeado © Albert Montori.

La coloración general de fondo es verde o amarillo verdoso con numerosas manchas negruzcas de gran tamaño que forman un reticulado y que frecuentemente se unen formando grandes bandas. Estas manchas se encuentran unidas formando una banda en la parte inferior de los costados y siempre existe algún punto por donde una de estas bandas cruza totalmente desde el dorso al vientre. Este carácter puede ser en muchos casos diagnóstico respecto a *T. pygmaeus*. La cabeza mantiene la coloración dorsal y suele presentar dos manchas circulares negras de unos 2 mm de diámetro a la altura de los ojos. Existe gran variabilidad intra e interpoblacional en cuanto a la coloración de fondo, e incluso un mismo individuo puede variar de tonalidad en función de la temperatura, hábitat o la edad. Durante la fase terrestre las coloraciones amarillentas se tornan más frecuentes, y la vistosidad del color de fondo aumenta. En los períodos fríos se oscurecen mucho volviéndose casi negros. Normalmente los individuos de mayor edad presentan coloraciones menos contrastadas. El vientre es oscuro, pardo grisáceo o casi negro, con abundantes puntos de color blanco que hacia los costados se combinan con negros. La cola en su parte superior tiene una coloración bastante similar a la del dorso. Durante el celo la cresta dorsal de los machos presenta un diseño en bandas verticales alternadas de color oscuro y claro. Las bandas oscuras pueden ser negras, pardas y/o verdosas, y las claras amarillas o blanquecinas. En la zona lateral central de la cola de los machos se observa una banda blanca o nacarada que en las hembras no se presenta casi nunca. En la hembra se observa un surco dorsal anaranjado o amarillento que se continúa por la carena de la cola manteniendo el mismo color. En los dedos presentan manchas oscuras anulares. La cloaca de los machos es gris oscuro y durante el celo se tinte de negro (Herrero et al., 2003; García-París et al., 2004).

Los ejemplares no maduros sexualmente presentan una coloración similar a las hembras en fase terrestre. Presentan colores muy vivos y contrastados y una línea anaranjada que recorre la parte central del dorso hasta el final de la cola. Según García-París (1985) algunos ejemplares de la provincia de Madrid pueden presentar la línea de color amarillo muy pálido. En comparación a los adultos tienen los ojos y la cabeza bastante grandes. La parte inferior de la cola presenta una banda amarillenta y el vientre está muy poco pigmentado, apreciándose por transparencia los órganos internos (García-París, 1985). En las poblaciones del sur de Cataluña algunos juveniles presentan un diseño dorsal caracterizado por una amplia franja dorsal de color verde intenso de contorno ondulado que contrasta enormemente con la coloración lateral, mucho más oscura. La cola por su parte inferior presenta una línea naranja muy intensa. En comparación a los de los adultos los dedos de las manos son cortos.

Se han descrito casos de albinismo (Matallanas y Lombarte, 1990; Budo, 1998; Diego-Rasilla et al., 2007a).

Sobre incidencia de malformaciones en extremidades ver Caetano (1991), Diego-Rasilla (2000), Recuero-Gil y Campos-Asenjo, (2002), Diego-Rasilla et al. (2007b) y Galán (2011<sup>1</sup>).

## Biometría

Es un tritón de talla media cuya longitud total se sitúa habitualmente en estado adulto entre 120 y 140 mm. Sólo excepcionalmente alcanza los 160 mm. Las hembras son de mayor tamaño, situándose la talla media de los machos entre 115 y 149 mm y la de las hembras entre 130 y 162 mm (Herrero et al., 2003; García-París et al., 2004). En Sant Llorenç del Munt (Barcelona), Villero (2002, 2004) indica que la longitud corporal de los machos es significativamente distinta a la de las hembras. Los valores medios estimados para los machos y las hembras fueron de 61 mm (rango = 54 y 74 mm) y 68 mm (rango = 62 y 74 mm) respectivamente. Para una población mediterránea de Francia Jakob et al. (2003) estiman una talla corporal de 66.8 (rango = 36–81 mm) y de 71.1 mm (rango = 62–80 mm) para machos y hembras respectivamente. Caetano et al. (1985) obtienen valores parecidos para poblaciones portuguesas de baja altitud. La longitud corporal fue de 71 mm en los machos y 77,5 mm en las hembras y de 72 y 79 mm para las poblaciones de altitud. Francillon et al. (1990) para las poblaciones del centro-oeste de Francia obtienen unos resultados similares: 75 y 80 mm de longitud cabeza-cuerpo para machos y hembras respectivamente.

En la población navarra estudiada por Gosá y Sarasola (2010) la metamorfosis se produce a lo largo de julio con una talla corporal media de 26.25 mm.

En una población de Francia de clima mediterráneo, los juveniles poseen una talla corporal media de 41,4 mm, con un rango comprendido entre los 22 y los 67 mm (Jakob *et al.* 2003).

La madurez sexual se alcanza con una longitud corporal aproximada de  $59,6 \pm 3,1$  mm en los machos y  $67,6 \pm 3,1$  en las hembras en las poblaciones de baja altitud de Portugal (Caetano *et al.* 1985). Esta misma autora obtiene resultados similares para las poblaciones de altitud:  $60,6 \pm 3,5$  mm y  $67,8 \pm 3,6$  mm para machos y hembras respectivamente. En Navarra (Gosá y Sarasola, 2010), las tallas corporales mínimas encontradas entre los individuos que acudieron a reproducirse fueron de 55.88 mm en los machos y 61.94 mm en las hembras.

### Dimorfismo sexual

En esta especie el dimorfismo sexual es muy acusado. Además de los caracteres descritos en los párrafos anteriores, el macho presenta una cabeza más pequeña en relación al cuerpo y claramente menos ancha que la de la hembra. Cuando no están en celo, en el macho la cresta dorsal desaparece y en su lugar se observa un ligero abultamiento de color alternante negro y anaranjado. En ocasiones este bandeo negro puede casi desaparecer. Las hembras, fuera de la época de celo, mantienen la línea anaranjada uniforme que se inicia entre los ojos y alcanza el final de la cola. Además, las hembras tienen las extremidades más cortas que los machos. Por lo general las hembras alcanzan tallas mayores que los machos.

### Descripción de la larva

La eclosión se produce con tallas cercanas a los 10 mm, alcanzando el final del periodo larvario con tallas entre los 40 y los 70 mm. Las larvas recién eclosionadas son de color blanco amarillento o de tonos verdosos ocasionalmente, con dos líneas paralelas dorsales de color pardo cobrizo. Cuando la larva posee ya las cuatro extremidades presenta una cresta dorsocaudal muy desarrollada. Ésta se inicia a la altura del espacio interbranquial y alcanza su máximo desarrollo en la zona proximal de la cola. La aleta y la cresta presentan algunas manchas oscuras redondeadas. En ocasiones tan solo forman un reticulado o punteado. Hacia la mitad de la cola, la aleta caudal decrece en altura y termina en una larga punta aguda o un filamento rodeado de una fina cresta (Figura 3) (Díaz-Paniagua y López-Jurado, 1981).



**Figura 3.** Larva de tritón jaspeado © Albert Montori.

La cresta caudal inferior está bien desarrollada. La coloración general es amarillenta, pardo claro ligeramente verdosa, y presentan numerosos puntos con reflejos metálicos. El vientre es de color blanco. A medida que se aproxima la metamorfosis la coloración general se oscurece. Las branquias están muy desarrolladas. Las extremidades son largas y delgadas, destacando la gran longitud de los dedos. Lateralmente se observan 12 ó 13 surcos costales. El iris es de color dorado con tonos cobrizos en su periferia.

## Variación geográfica

En 1905 Wolterstorff describió la subespecie *T. marmoratus pygmaeus*, basándose casi exclusivamente en la pequeña talla de machos y hembras con respecto a la subespecie nominal. En 1986, Dorda y Esteban observan una clara diferenciación entre las poblaciones peninsulares localizadas al norte y al sur del Sistema Central, sin que exista una variación clinal. Wallis y Arntzen (1989) estiman la divergencia de secuencias en el ADN mitocondrial del 4,5% entre *T. m. marmoratus* y *T. m. pygmaeus*. Esta divergencia es muy similar a la existente entre *T. dobrogicus* y *T. karelinii*, consideradas buenas especies. García-París *et al.* (1993, 2001) demuestran que ambas subespecies deben considerarse como especies tras un amplio análisis morfológico, geográfico y citogenético. Actualmente, ambas subespecies han sido aceptadas como especies (García-París *et al.*, 2001, 2004; Montori y Llorente, 2005). Sin embargo, de forma incomprensible, en el atlas de anfibios y reptiles de Portugal (Espregueira-Themudo y Arntzen, 2008), de reciente aparición, se tratan aún como una sola especie aduciendo que ambas formas están en contacto, que se han detectado híbridos y que existe un cierto grado de introgresión (Espregueira-Themudo y Arntzen, 2007a, b). Sin embargo, esta introgresión de antiguo es muy puntual y no se extiende ni con el tiempo, ni a lo largo de toda la zona de contacto, lo que refuerza aún más su estatus específico. Además estos autores indican que existen poblaciones de *T. marmoratus* aisladas y rodeadas por *T. pygmaeus* y predicen que el avance de *T. pygmaeus* puede hacer desaparecer estos enclaves de *T. marmoratus* en unos 50 años. El límite sur de *T. marmoratus* traspasa el Sistema Central en tres áreas: Sierra de la Estrella (Portugal), Sierra de Gata y Sierra de Guadarrama, mientras que *T. pygmaeus* lo haría hacia el norte únicamente en el Puerto de Malagón y el litoral portugués.

Los caracteres diagnósticos de *T. marmoratus* en relación a *T. pygmaeus* son muchos. El tritón pigmeo es más pequeño, su coloración ventral es amarillenta y posee manchas blancas de mayor o menor extensión, mientras que en *T. marmoratus* el color es más negro y posee pequeños puntos blancos. La cresta dorsal en *T. pygmaeus* es relativamente baja, lineal y sin inflexión pélvica. Existe también variabilidad intraespecífica en *T. marmoratus*. Las poblaciones de La Rioja presentan grandes manchas redondeadas en el dorso. Algunos individuos de poblaciones de Salamanca y Madrid presentan manchas marmóreas en la zona ventral.

Según Llorente *et al.* (1995) la especiación de los tritones verdinegros se produjo hace unos 10 millones de años por la separación del corredor que unía Iberia con Europa. La posterior especiación pleistocénica vicariante daría lugar a las dos especies que actualmente se reconocen en la Península Ibérica (*Triturus marmoratus* y *Triturus pygmaeus*). Por otro lado, García-París *et al.* (2001), basándose en datos moleculares, sugieren que la separación de las dos especies se produjo hace 3,2 millones de años. La hipótesis planteada supone un aislamiento pliocénico entre las dos especies a ambos lados del valle del Guadalquivir. Una extinción local de *T. marmoratus* y una colonización hacia el norte de *T. pygmaeus* explicarían la distribución actual. Los datos moleculares parecen apoyar más esta segunda hipótesis, en cuanto al tiempo de separación.

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 16-10-2014

## Hábitat

Como la mayor parte de los tritones ibéricos, el tritón jaspeado presenta un ciclo anual mixto, con una fase terrestre y otra acuática. En el capítulo de actividad se comenta la variabilidad del ciclo acuático en cuanto a duración e inicio y final, por lo que no se considerará en cuanto a la descripción del hábitat. Durante la fase acuática, ocupa principalmente ambientes acuáticos de aguas quietas. Acostumbra a evitar zonas con corriente aunque esta sea moderada, y habitualmente ocupa charcas, tanto naturales como artificiales, abrevaderos, lagunas y lagunillas, pozas, embalses, depósitos de agua, remansos y meandros o brazos abandonados, piscinas abandonadas, estanques e incluso zonas de extracción de áridos o canteras abandonadas que acumulen agua. Es mucho más abundante en las masas de agua con abundante vegetación acuática y prefiere zonas acuáticas temporales o permanentes, pero con un volumen de agua importante (Figura 4). Mucho más restrictivo que *Lissotriton helveticus*, con el que se encuentra frecuentemente en simpatria, evita masas de agua muy temporales o de poca profundidad. Sin embargo, en Francia (Jakob *et al.*, 1998, 2003) puede encontrarse en



charcas con un gran periodo de sequedad estival. Lizana *et al.* (1989) para Villasrubias (Salamanca), indican que ocupa tanto charcas de aguas permanentes (49,58%) como temporales (37,19%). En este área suele ocupar charcas con abundante vegetación situadas en praderas o en zonas abiertas en los robledales. Confirmando lo anteriormente comentado, estos autores indican que no utiliza arroyos o aguas corrientes en general. Suele preferir masas de agua no excesivamente profundas, aunque en Valladolid se le ha citado en pozos muy profundos (García-París, 1985).



**Figura 4.** Hábitat de reproducción del tritón jaspeado. (C) A. Montori.

Su localización es independiente del tipo de comunidad vegetal del entorno, presentándose tanto en zonas de estrato arbóreo, arbustivo o herbáceo. Así, se ha localizado en encinares, robledales, alcornocales, bosques de coníferas, bosques de ribera, dehesas, vegetación de marisma dulce, bosques de coníferas, tomillares, jarales, prados, garrigas y en general en matorrales de todo tipo. Sin embargo, parece ser más abundante en áreas con un cierto relieve y con una cobertura vegetal en buen estado. En el noroeste de Francia *Triturus marmoratus* ocupa charcas de 6-50 m<sup>2</sup> de superficie con vegetación acuática bien desarrollada, próxima a masas forestales. En estas zonas también puede presentarse en áreas cultivadas, siempre que existan refugios disponibles en tierra (School y Zuiderwijk, 1981).

Durante la fase terrestre existe muy poca información sobre el hábitat que ocupa. La mayor parte de los datos son muy fragmentarios. Suele refugiarse bajo piedras, troncos, en galerías de micromamíferos o entre la hojarasca buscando humedad. Prefiere ocupar las zonas arboladas o con cobertura vegetal durante su migración terrestre. En Francia (La Mayenne: Jehle, 2000; Jehle y Arntzen, 2000), un estudio mediante radiotelemetría observa que los refugios están constituidos mayoritariamente por galerías de micromamíferos.

No parece que la litología determine su presencia ya que se ha encontrado tanto en suelos graníticos como calcáreos o aluviales y tolera grados de dureza de agua bastante elevados. No obstante no es muy resistente a la salinidad del agua. El área ocupada por esta especie se caracteriza en general por presentar una humedad ambiental media elevada, por lo que durante la fase terrestre puede encontrarse muy alejado de los puntos de agua.

También se encuentra en parques urbanos (Pamplona) (Gosá y Arias, 2009)<sup>1</sup>.

Se encuentra desde el nivel del mar en Galicia, Asturias, Cantabria y Cataluña, hasta los 2.100 m en la Sierra de Guadarrama. Sin embargo, su presencia suele rarificarse por encima de los 1.000 m. Así, en la Sierra de Béjar (García-París, 1985) sus poblaciones se localizan siempre por debajo de los 1.300 m y en Cataluña no supera los 1.200 m (Llorente *et al.*, 1995). En Galicia se encuentra hasta los 1.650 m (Bas, 1984). En la Sierra de Gredos alcanza los 1.600 m en su vertiente norte mientras que sólo los 700 m en su vertiente sur (Lizana *et al.*, 1988). Se trata, en resumen, de un tritón de baja y media altitud que abunda especialmente en áreas de clima húmedo y moderado. En la mitad norte de la península suele presentarse en simpatria con *Lissotriton helveticus*, *Pleurodeles waltl*, *Ichthyosaura alpestris* y *Lissotriton boscai*.

## Abundancia

Bouton (1986) estima el tamaño de población en cinco charcas de La Mayenne (Francia), obteniendo valores máximos poblacionales de aproximadamente 350, 180 y 50 ejemplares para tres charcas distintas. School y Zuiderwijk (1981), estiman una población de 76 individuos adultos (s.d.= 17) para una charca de La Mayenne de 26 m<sup>3</sup>. En Navarra (Gosá y Sarasola, 2010), para dos charcas estudiadas estiman una densidad de tritones de 226 ± 154 y de 341 ± 82 ind/ha, aunque también indican que existen diferencias significativas en estos valores tanto entre años como entre años y charcas. Estos valores son muy elevados en comparación a los obtenidos por Villero (2002, 2004) quien estudió la población de tritón jaspeado de dos charcas de Sant Llorenç del Munt (Barcelona) y estimó valores poblacionales de sólo 12-15 individuos y 40-45 individuos a lo largo de todo el período reproductor y son similares a los obtenidos por Gosá y Sarasola (2010) para dos charcas de Navarra. Estos autores obtienen estimas de 17 y 43 individuos.

Braña (1980) estima una sex-ratio en las poblaciones de baja altitud de Asturias ligeramente favorable a los machos de abril a agosto (1,2:1). En febrero, son los machos los que dominan en la población (4:1), lo que puede indicarnos que son ellos quienes primero acuden a las charcas de reproducción. Resultados similares obtienen Gosá y Sarasola (2010) para Navarra (1.58:1), aunque también observan diferencias interanuales y entre charcas (Charca A: sex-ratio: 0.33:1; Charca B: sex-ratio: 2.45:1).

## Estatus de conservación

Categoría global IUCN (2008): Preocupación Menor LC (Arntzen et al., 2009).

Categoría España IUCN (2002): Preocupación Menor LC (Albert y García-París, (2002).

Incluido en el anexo IV de la Directiva Hábitat de la UE y en el anexo III del Convenio de Berna.

## Factores de amenaza

Aunque el tritón jaspeado mantiene por lo general buenas poblaciones en toda su área de distribución peninsular, se ha constatado la desaparición de varias poblaciones por la construcción en los alrededores de los núcleos urbanos y por la desaparición de charcas. Por otra parte, como la mayoría de los anfibios se ven afectados por el progresivo deterioro de las masas de agua, bien sea por vertidos o por abandono de las actividades ganaderas que propiciaban el cuidado de las charcas y abrevaderos donde esta especie se reproduce (Llorente *et al.*, 1995; Montori *et al.*, 2001; Pleguezuelos *et al.*, 2002). Así, la agricultura intensiva, los fertilizantes y la eutrofización de las masas de agua pueden ser las causas de su desaparición en zonas agrícolas. Se ha referenciado que las poblaciones del centro de Francia pueden estar localmente en peligro.

Es un tritón muy sensible a la presencia de peces y cangrejo americano durante su fase acuática. Se tiene constancia del abandono de las charcas tras la introducción de peces (*Carassius auratus* y *Gambusia holbrooki*) o la no entrada en las mismas al detectar su presencia. En este mismo sentido Orizaola y Braña (2003) indican que en experimentos realizados con tritones sólo las hembras de *Triturus marmoratus* evitaban realizar la puesta en aguas con presencia de señales químicas producidas por peces predadores. La presencia de salmónidos introducidos es el factor negativo más importante para explicar la distribución de *T. marmoratus* en lagos de la Cordillera cantábrica (Orizaola y Braña, 2006). Moreno-Valcárcel y Ruíz-Navarro (2009) indican que se achaca la desaparición de tritón jaspeado (*Triturus marmoratus*), rana común (*Pelophylax perezi*) y ranita de San Antonio (*Hyla arborea*) en estanques de la provincia de Madrid a la introducción de gambusia, lucio y perca sol (Rivera y Sáez, 2003). También ha desaparecido de muchos puntos de agua colonizados por cangrejo americano (*Procambarus clarkii*). Esta es la causa principal de su desaparición en gran parte del valle del Ebro (Pleguezuelos *et al.*, 2002). En la reserva natural Paul do Boquilobo, sufrió un fuerte declive después de la introducción del cangrejo americano (Cruz et al., 2008).

En el lago Carrís del Parque Nacional de Peneda-Gerês en Portugal se ha reportado la mortalidad masiva de individuos de esta especie por una infección por Iridovirus. Parece ser

que el patógeno llegó a la población mediante la introducción de individuos de perca sol (*Lepomis gibbosus*) (Alves de Matos *et al.*, 2002).

También debe destacarse la mortalidad que se produce en las carreteras durante las noches de lluvia que coinciden con los períodos de migración hacia o desde las charcas de reproducción.

La Tabla 1 recoge datos de mortalidad por atropello.

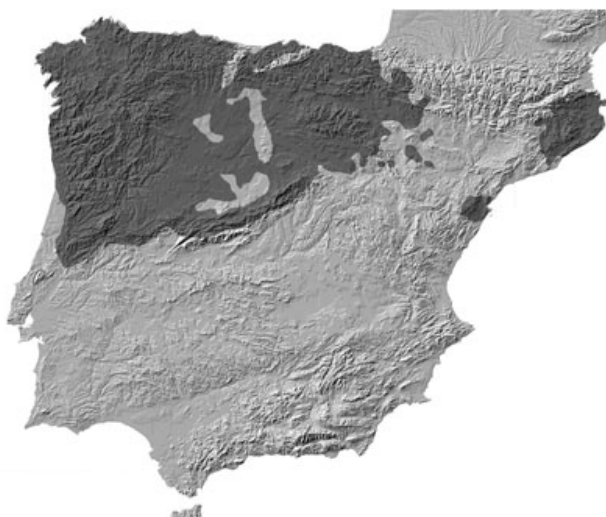
**Tabla 1.** Mortalidad por atropello en carreteras de la Península Ibérica.

Área	Periodo	Nº <i>T. marmoratus</i>	Nº total anfibios	Referencia
Portalegre (Portugal)	1996, 2005	8	1136	Carvalho y Mira (2011)
Ourense-Os Peares	1989	246	10870	González-Prieto <i>et al.</i> (1993)
Cataluña	2002	2	1240	Montori <i>et al.</i> (2007)
Salamanca	2000-2002	9	312	Sillero (2008)

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 16-10-2014

### Distribución geográfica

El tritón jaspeado presenta una distribución europea occidental localizándose por gran parte de Francia y la mitad norte de la Península Ibérica. En Francia (Castanet y Guyetant, 1989; Duget y Melki, 2003; Rafaëlli, 2007) ocupa el sur-oeste, oeste y centro del país, considerándose como una especie de distribución occidental. Se distribuye al sur de la línea Le Havre-Belfort, no sobrepasando el Sena más que en la zona oeste de Seine-et-Marne y el nordeste de l'Essone. Es muy raro en el Noroeste (Normandía) y este (Borgoña). Está ausente al este del Ródano (Duget y Melki, 2003). Es muy común en la parte norte del Macizo Central, menos frecuente en el sur. Por el sureste alcanza Montpellier, aunque no supera el Ródano. Parece ser que la isoterma de 4°C del mes de enero marcaría su límite de distribución en Francia (Zuiderwijk, 1986). La distribución en la frontera norte, en Francia, es irregular e inestable, debido a la presencia de *Triturus cristatus* en la zona. Parece ser que se produce competencia e hibridación, dando lugar a una distribución en mosaico (Duget y Melki, 2003). Se ha localizado una población introducida en el departamento del Norte.



**Figura 5.** Mapa de distribución del tritón jaspeado en la península ibérica.

En España *T. marmoratus* se localiza fundamentalmente en la mitad norte siendo más abundante en el norte, centro y oeste de la Península Ibérica (Figura 5) (Salvador y García-París, 2001). En esta zona se localiza al norte del Sistema Central introduciéndose en la



vertiente sur de esta cordillera por tres puntos: el este de la Sierra de Guadarrama por el valle de Lozoya, la Sierra de Gata y la Sierra de la Estrela en Portugal.

En el cuadrante noreste peninsular es mucho más escaso faltando en amplias áreas de Cataluña y Aragón. El área ocupada por el tritón jaspeado se encuentra en el dominio climático eurosiberiano (pisos colino y montano), el supramediterráneo y el oromediterráneo (Albert y García-París, 2002; Herrero *et al.*, 2003; Montori y Herrero, 2004). Sin embargo, en los valles del Duero y el Ebro y en algunas vertientes sur del Sistema Central alcanza el dominio mesomediterráneo (García-París *et al.*, 1993). En su distribución altitudinal alcanza desde el nivel del mar hasta los 2.100 m en el Sistema Central (Sierra de Guadarrama) y 1.850 m en el Sistema Ibérico.

En toda la submeseta norte es muy escaso y es muy raro en la cornisa cantábrica desde Cantabria hasta Lugo. Es muy abundante en Navarra, País Vasco, Soria, este de Burgos y en la sierra de Madrid donde sus poblaciones están muy localizadas y sólo es localmente abundante. En La Rioja empieza a rarearse y está prácticamente ausente en Guadalajara (Astudillo *et al.*, 1993), donde sólo se conoce una localidad muy cercana al límite con Madrid (Íñigo Martínez-Solano, *com pers.*). Hay poblaciones muy localizadas en el valle del Ebro (Zaragoza) y zonas próximas a Soria y Navarra. Estas poblaciones constituyen el límite oriental de *Triturus marmoratus* hacia el este, sin contar las poblaciones catalanas. En Cataluña (Llorente *et al.*, 1995) existen dos núcleos poblacionales. Uno al nordeste, en la provincia de Gerona, y otro al sur, en Tarragona, en el valle del Ebro. Las poblaciones del nordeste de esta comunidad están más relacionadas con las francesas que con las de Aragón, ya que su origen debe situarse en una colonización postglaciar hacia el sur desde el Rosellón. Las poblaciones de Tarragona están relacionadas con las de La Rioja y Navarra, al igual que las que se encuentran en Zaragoza en las proximidades del río Ebro. Muy probablemente este río haya sido la vía de colonización de esta especie hacia su desembocadura. Su distribución en Cataluña parece estar en áreas de pluviometría anual entre 700 y 800 mm faltando en aquellas zonas cuya pluviometría es inferior a los 500 mm (Llorente *et al.*, 1995). También la isoterma de los 2°C de temperatura media del mes de enero parece delimitar su distribución ya que no encuentra por debajo de esa isoterma. Está introducido en Collserola (Barcelona), donde se ha comprobado su reproducción desde 1992 hasta la actualidad (Sáez y Rivera, 1999; Àlex Richter, *com pers* y datos propios 2009).

En Portugal (Espregueira-Themudo y Arntzen, 2008), se distribuye por toda la mitad norte, llegando hacia el sur a la Sierra de Malcata en la frontera con España. Alcanza la orilla norte del río Tago y su límite podría considerarse la línea formada por Castelo Branco-Abrantes-Leiria. Los registros de *T. m marmoratus* de mayor altitud en Portugal se sitúan en la Sierra de la Estrela a 1930 m.

Hay discrepancias sobre el efecto del cambio climático sobre la distribución de *T. marmoratus* durante el siglo XXI. Se han aplicado modelos de favorabilidad ambiental sobre la distribución de *T. marmoratus* y se han proyectado sobre tres periodos de tiempo entre 2011 y 2100 en un contexto de cambio climático. Los modelos predicen incremento de las áreas favorables para *T. marmoratus* (Romero *et al.*, 2014)<sup>1</sup>. Según otros autores, bajo escenarios climáticos disponibles para el siglo XXI, los modelos proyectan contracciones en la distribución potencial actual de la especie entre un 79% y un 85% en 2041-2070 (Araújo *et al.*, 2011)<sup>1</sup>.

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 16-10-2014

## Ecología trófica

### Dieta de adultos durante la fase acuática

Se basa en los invertebrados más frecuentes en este medio (crustáceos, larvas de dípteros, tricópteros y efemerópteros). Sin embargo, otras presas presentes en las charcas como renacuajos y larvas de urodelo, incluso de la misma especie, no son desdeñadas (Tabla 2). Ocasionalmente captura adultos de tritón palmeado (*Lissotriton helveticus*) (Crespo-Díaz y Sanz-Azkue, 2009), de tritón ibérico (*Lissotriton boscai*) (Ayres, 2007) y de su misma especie (Orizaola y Rodríguez Del Valle, 2000). Se ha comprobado la ingesta de huevos de la propia especie, así como de otras especies, como *Pelobates cultripipes* (Martínez-Solano, 2000) o *Epidalea calamita* (Diego-Rasilla, 2003). Barbadillo (1987), indica además de las presas ya comentadas, la ingesta de larvas de coleóptero, lumbrícidos y gasterópodos, demostrando el

carácter eurífago de esta especie. En cautividad puede llegar a aceptar alimento muerto con relativa facilidad.

**Tabla 2.** Dieta de adultos de *Triturus marmoratus* (% del número total de presas).

	Bas (1982)	Lizana et al. (1986,1990)	Villero et al. (2006)	Salvador (2002)
Cladocera		0,82		6,8
Ostracoda		82,9	50,57	9,2
Copepoda		1,46		5,2
Acaros				2,1
Gasteropoda				1
Ephemeroptera (ninfas)				1
Ephemeroptera (larvas)		2,46		
Coleoptera (adultos)	19,78	1,38		0,3
Coleoptera (larvas)	12,09			23,1
Diptera (adultos)		9,66		
Diptera (ninfas)				8,8
Diptera (larvas)	48,35		18,06	23,2
Isopoda				
Trichoptera (larvas)	13,19			0,5
Odonata			3,61	0,2
Oligochaeta				8
Hemiptera (ninfas)				0,1
Heteroptera			0,38	
Myriapoda	3,3			
Araneida	2,19			
Gastropoda				
Amphibia			18,97	9,1
Peces				0,1
Nº estómagos	4	7	58	871

En Villasarubias (Salamanca) la dieta se fundamenta en crustáceos de pequeña talla (Lizana *et al.*, 1986, 1990) igual que en la población de Sant Llorenç del Munt en Barcelona (Villero, 2004, Villero *et al.*, 2006). El número de presas por estómago (Lizana *et al.*, 1986, 1990) es de 58,7; valor muy elevado, pero justificado a tenor del pequeño tamaño de las presas consumidas. Estos autores observan diferencias entre sexos en la dieta, así como una variación anual de los recursos consumidos, al igual que Villero *et al.* (2006), quienes observan un elevado porcentaje de consumo de anfibios por parte de las hembras. Estos autores indican que la diversidad poblacional de la dieta disminuye del inicio al final del período acuático. Indican también que el análisis mensual de la importancia de los recursos muestra la plasticidad en la dieta de *T. marmoratus* y pone de manifiesto la importancia que adquieren en determinados momentos recursos disponibles de forma puntual, como larvas de *Bufo bufo*, huevos de *Pelophylax perezi*, y huevos y larvas de *Alytes obstetricans*. Villero (2004) y Villero *et al.* (2006) destacan que la importancia de los anfibios en la dieta de la población de Sant Llorenç del Munt es el carácter diferencial respecto a otras poblaciones en la Península Ibérica.

En León, la dieta se basa en larvas de coleópteros, larvas y ninfas de dípteros, crustáceos y oligoquetos. Su dieta incluye huevos y larvas de anuros (*Epidalea calamita*, *Pelobates cultripes* y *Pelophylax perezi*) y pequeños peces (*Achondrostoma arcasii*) (Salvador, 2002, datos no publicados).

### Dieta de adultos durante la fase terrestre

La alimentación terrestre de esta especie está formada principalmente por gasterópodos, larvas de lepidóptero, pequeños insectos y lombrices. En el agua la captura de las presas se realiza por succión, creando pequeñas corrientes de agua al abrir la boca (Horta, 1984), mientras que en tierra, si las presas son grandes son capturadas con la boca, y si son pequeñas son capturadas proyectando la lengua a la cual quedan adheridas.

### Dieta de larvas

Santos *et al.* (1986) indican que las larvas se alimentan principalmente de cladóceros, ostrácodos, copépodos, efemerópteros y larvas de díptero (Tabla 3). Los crustáceos representan el porcentaje mayor de la dieta (77,5 y 91,8% para dos poblaciones analizadas en León). Resultados similares obtiene Campeny (1987) para la localidad de Tordera (96,9%). El número de presas por estómago estimado por Santos *et al.* (1986) para dos poblaciones de larvas fue de 11,79 y 43,36, respectivamente. Existe una correlación significativa entre la talla de la larva y la de las presas (Rodríguez, 1985, Braña *et al.*, 1986, Santos *et al.*, 1986). Braña *et al.* (1986) encuentran valores bajos de diversidad en la dieta de las larvas de esta especie. Este autor coincide también en observar que las principales presas son los crustáceos, adquiriendo cierta importancia las larvas de díptero a medida que las larvas aumentan su talla.

**Tabla 3.** Dieta de larvas de *Triturus marmoratus*; a: Santos *et al.* 1986 (Chozas-León); b: Santos *et al.* 1986 (Valdepolo-León); c: Braña *et al.* 1986 (Asturias, abril-mayo); d: Braña *et al.* 1986 (Asturias, junio-julio); e: Braña *et al.* 1986 (Asturias, agosto-septiembre); f: Campeny, 1987 (Tordera).

	a	b	c	d	e	f
Cladocera	31,81	55,29	76,6	57,7	39,02	86,95
Ostracoda	9,55	11,41		0,6	0,24	2,6
Copepoda	36,18	25,15	23,4	27,52	30,4	6,52
Ephemeroptera (larvas)	9,87	3,92				
Coleoptera (larvas)	0,51	0,69				1,73
Diptera (larvas)	7,46	3,24		13,39	30,25	
Isopoda						1,3
Odonata	0,44					
Oligochaeta		0,03				
Heteroptera	1,84	0,22				
Gastropoda	2,15					

## **Biología de la reproducción**

### Fenología

El inicio del período reproductor podría considerarse como el momento de la entrada de las hembras en el medio acuático. Primero son los machos los que acuden a las charcas de reproducción y aproximadamente unos quince días más tarde lo hacen las hembras. Este inicio de la reproducción está muy ligado a la climatología. Así, en Asturias, las primeras puestas se producen a mediados de febrero (Braña, 1980), prolongándose hasta el mes de junio, mientras que en el sur de Cataluña los adultos pueden encontrarse en las charcas con las primeras lluvias de noviembre, iniciándose la puesta probablemente en diciembre. En Girona, sin embargo, la reproducción se retrasa algo más, encontrándose los primeros individuos adultos en el agua en el mes de enero, habiendo abandonado el agua prácticamente todos los adultos a finales de mayo. Un ciclo similar es obtenido por Villero *et al.* (2007) para el Parc de Sant Llorens del Munt (Barcelona). Sin embargo, existe mucha variabilidad en la entrada y la salida del agua, incluso para poblaciones relativamente cercanas. Así por ejemplo Macías (2010) para La Garrotxa (Girona) indica que los adultos pueden encontrarse en el agua de marzo a agosto. En ambientes mediterráneos del sur de Francia (Jakob *et al.*, 2003), la entrada en las charcas puede producirse ya en noviembre y la salida se retrasa hasta el mes de junio. En Salamanca

Lizana *et al.* (1989) indican que el período reproductor se inicia en invierno, y finaliza en marzo-abril. En León, la reproducción se inicia al finalizar las heladas invernales, en febrero, abandonado el agua en junio (Alvarez *et al.*, 1988). De forma general, el periodo reproductor dura unos tres meses, pudiendo permanecer los adultos en el agua, especialmente los machos, durante un periodo más prolongado de tiempo. En Asturias incluso pueden encontrarse tritones en el agua todo el año. Diego-Rasilla y Luengo (2004) demuestran que *Triturus marmoratus* puede localizar las charcas utilizando los cantos de *Bufo calamita*, aunque estos mismos autores indican que la fonotaxis produce una respuesta más limitada que la orientación celeste (Diego-Rasilla y Luengo, 2002).

### Cortejo

El cortejo, acuático, se produce preferentemente por la noche y frecuentemente al descubierto, aunque con menor frecuencia también se realiza durante el día. El cortejo de esta especie presenta dos fases bien diferenciadas, una de exhibición y otra de transmisión del espermatóforo. No existe en esta especie el comportamiento de abanico o “fan” característico de las especies del género *Lissotriton* (Arntzen y Sparreboom, 1989). El mecanismo de ondulación de la cola es mucho más parecido al de *Triturus cristatus*.

Los machos se encuentran en el medio acuático en posición de alerta hasta que detectan la presencia de una hembra. En ese momento el macho se levanta sobre sus patas, manteniendo la cola doblada hacia un lado (Sparreboom, 1986). Se dirige hacia ella y le corta el paso situándose frecuentemente casi perpendicular a ella. Durante esta conducta denominada de arqueo (“Cat-buckle”, Halliday, 1977; Zuiderwijk y Sparreboom, 1986) curva hacia arriba el cuerpo, que se dobla por su mitad. En este momento se inicia la fase de exhibición. Esta conducta parece tener la función de acentuar el efecto llamativo de la cresta dorsal. También realizan este comportamiento fuera del cortejo en las peleas territoriales entre machos. El macho inicia el movimiento de ondulación de la cola (“whip”), que se dobla sobre sí misma, al tiempo que a intervalos levanta el cuerpo extendiendo sus extremidades (“lean-in”), inclinándose hacia la hembra a la que llega a tocar con el morro el costado (Halliday, 1977; García-París, 1985). Cuando se inclina hacia la hembra las extremidades del lado más próximo a la hembra se encuentran frecuentemente levantadas. En general levanta mucho más la parte posterior del cuerpo, dando un aspecto de cuña muy acusado, ondulando la cresta dorsal por encima del cuerpo de la hembra. Se observa muy claramente durante esta conducta un encorvamiento del extremo de la cola hacia la hembra.

El movimiento de ondulación de la cola (“whip”) se caracteriza porque la cola latiguea violentamente el costado del macho, generando una fuerte corriente de agua que golpea la parte posterior de la hembra (Halliday, 1977). Este comportamiento se inicia por lo general posteriormente al levantamiento del cuerpo y la inclinación de éste hacia la hembra (“lean-in”). En comparación con *Triturus cristatus*, *Triturus marmoratus* presenta una mayor frecuencia de ondulaciones violentas de la cola. Durante esta fase de exhibición *T. marmoratus* presenta una segunda pauta llamada de sacudida (“rocking”). Se caracteriza por un levantamiento del cuerpo hacia arriba, al tiempo que la cola se enrolla hacia el lado en el que se encuentra la hembra. Se despliega rápidamente golpeando hacia abajo vigorosamente y volviendo a enrollarse de nuevo en el mismo lado, repitiéndose la acción. Cuando el extremo de la cola golpea y chasquea la pata posterior del lado en que se encuentra la hembra se levanta. Mientras la cola se vuelve a enrollar, el macho se balancea en sus extremidades anteriores, dirigiéndose hacia la hembra y llegándola a tocar con su mejilla o bien con la parte posterior de la cabeza el morro de la hembra. En conjunto, en la fase de exhibición se suceden conductas de levantamiento o inclinación (“lean-in”) y de ondulación de la cola sin plegar (“whip”), intercalando ocasionalmente movimientos de sacudida (“rocking”), que tienen como finalidad estimular a la hembra y determinar si ésta es receptiva. Esta pauta está mucho más desarrollada en *Triturus cristatus* y normalmente no se presenta en *T. marmoratus* (Sparreboom y Teunis, 1990). Durante las primeras etapas de esta fase se reproducen pautas del tipo dorso curvado (“cat-buckle”) que a medida que avanza la fase son sustituidos por levantamientos e inclinación (“lean-in”). Si la hembra se muestra receptiva se inicia la segunda fase de transferencia de espermatóforo. Esta segunda fase comienza cuando el macho recibe la señal de que la hembra está dispuesta a recibir el espermatóforo. Inmediatamente el macho se sitúa en línea con la hembra y avanza delante de ella alejándose muy despacio y arrastrando su cuerpo por el suelo (“creer”) (Halliday, 1974; Arntzen y Sparreboom, 1989), ondulando la cola y con la cabeza ligeramente levantada. La hembra demuestra su receptividad siguiendo al macho.

Cuando esto ocurre el macho aumenta la frecuencia de ondulación de la cola, simulando un ligero temblor y la hembra se aproxima al macho tocando con el morro su cola ("touch-tail"). Pueden producirse sucesivos contactos que indican al macho que la hembra está lista ya para recoger el espermatóforo. Entonces el macho deposita el espermatóforo y el macho avanza aún arrastrándose a un cuerpo de distancia aproximadamente y gira 90° sobre una de sus extremidades posteriores. En este momento se mantiene en posición perpendicular a la hembra con la cola curvada y con su extremo ondulándose suavemente. Esta conducta denominada de freno ("brake") (Halliday, 1974), detiene el avance de la hembra al tocar ésta con su morro la cola doblada y la sitúa aproximadamente con su cloaca sobre o muy próxima al espermatóforo. La hembra recoge entonces el espermatóforo con los labios cloacales y introduciéndolo en la cavidad cloacal con la ayuda de las extremidades posteriores. Arntzen y Sparreboom (1989) indican que a continuación puede iniciarse una nueva secuencia de cortejo mediante una nueva conducta de exhibición. Estos mismos autores sugieren que tal vez en esta especie se de durante la recogida del espermatóforo una conducta de tipo empujar hacia atrás ("push-back") en la que el macho toca a la hembra con la cola ondulante empujándola hacia atrás mientras ésta intenta avanzar. Según Halliday (1974) esta pauta aumentaría el éxito en la recogida del espermatóforo al obligar a la hembra a restregarse sobre el fondo. Sin embargo, Halliday (en: Arntzen y Sparreboom, 1989) sugiere a modo de hipótesis que tal vez ésta sea la forma en que el macho mantiene interesada a la hembra mientras no tiene listo un nuevo espermatóforo para el nuevo cortejo. Esta conducta no se da en *T. cristatus* y en *T. marmoratus* se ha observado una vez tan sólo (Arntzen y Sparreboom, 1989). Ocasionalmente, después de la deposición del espermatóforo el macho puede morder a la hembra por el morro, sujetándola así durante unos segundos (Sparreboom y Teunis, 1990).

Durante el período de celo los machos presentan una elevada agresividad hacia los otros machos (Zuiderwijk, 1990). En las localidades de mayor densidad de población los machos de mayor talla agreden a los más pequeños.

Durante el período reproductor los machos buscan las zonas sin vegetación del fondo de las charcas, defendiendo dicho territorio (Zuiderwijk, 1986). Si un macho se introduce en un área ocupada por otro macho, se inicia un comportamiento agresivo que tiene como finalidad expulsar al macho invasor.

#### Ciclo gonadal

El testículo de *Triturus marmoratus* es típicamente polilobulado con una morfología similar a la de otros urodelos. El testículo maduro puede presentar entre uno y cuatro lóbulos por costado (Sáez *et al.*, 1990) que maduran sincrónicamente. Cada lóbulo está conectado mediante el contiguo por medio de trabéculas con espermatogonias primordiales.

El ciclo testicular de esta especie ha sido descrito por Sáez *et al.* (1990) para la provincia de León. Éste es discontinuo y puede subdividirse en tres períodos: uno de proliferación de células germinales, de mayo a junio; otro de espermiogénesis, que transcurre entre julio y septiembre; y finalmente otro denominado de espermatogénesis de octubre a abril.

Docampo *et al.* (1987) observan una correlación significativa entre el peso de la gónada y el corporal. También indican que puede conocerse el estado de celo de una hembra por la relación peso de la gónada/peso corporal. Según esto relaciones comprendidas entre 0,026 y 0,066 indicarían que la hembra se encuentra en celo.

#### Puesta

El huevo es de color blanco, ligeramente amarillento o incluso algo verdoso. Mide entre 1,5 y 2,0 mm de diámetro, aunque es ligeramente ovalado, mientras que con la cubierta gelatinosa totalmente hidratada alcanzan los 3,5-4,0 mm. Los huevos son depositados de forma individual en la vegetación sumergida doblando las hojas si es posible, lo que protege a los embriones de la radiaciones ultravioleta (Marco *et al.*, 2001). La hembra tarda entre 4 y 7 minutos en depositar cada huevo. La puesta se prolonga muchos días, incluso más de un mes. Arntzen y Hedlund (1990) estiman una fecundidad máxima de 416 huevos. En Jehle *et al.* (2001) puede encontrarse información sobre las estimas de tamaños efectivos de adultos reproductores y de población.

### Desarrollo embrionario

Los únicos datos sobre desarrollo embrionario de esta especie pueden encontrarse en Docampo *et al.* (1987). La segmentación se inicia una hora después de la puesta, alcanzándose el estadio de blástula a las 24 horas. A las 50 horas el embrión forma ya una gástrula. A los 5 días el embrión se alarga, apareciendo un esbozo caudal y otro cefálico. A los 8 días se observan melanóforos en la piel y el esbozo caudal se prolonga en un fino filamento caudal. En este momento el embrión se contrae espasmódicamente dentro de la envuelta gelatinosa. A los 10 días el embrión se encuentra bien desarrollado, distinguiéndose claramente las branquias. Presentan dos bandas longitudinales de cromatóforos marcando la columna vertebral. A los 11 días puede observarse ya una cresta dorsal transparente con dos bandas de cromatóforos que se disponen a ambos lados de la cresta. En este momento pueden apreciarse ya los esbozos de las extremidades anteriores. A los 14-15 días se produce la eclosión con una talla aproximada de unos 10 mm.

### Desarrollo larvario

Hacia los 90 días la metamorfosis finaliza al desaparecer las branquias. El período de desarrollo larvario es muy variable de una localidad a otra y la puesta se dilata mucho por lo que se solapan totalmente las cohortes de larvas. En el Parc de Sant Llorens del Munt (Barcelona) Villero *et al.* (2007) indican que las puestas se producen en la última quincena de abril y la primera de mayo, y que el periodo larvario se extiende de abril a finales de agosto. Los recién metamorfoseados abandonan el agua invernando en tierra y no regresan al medio acuático hasta la madurez sexual. En Salamanca, la metamorfosis se produce de julio a noviembre (Lizana *et al.*, 1989). En Asturias, las primeras larvas pueden observarse ya a mediados de marzo, capturándose larvas en estadios primarios de desarrollo hasta el mes de junio. El periodo larvario finaliza entre mediados de agosto y mediados de septiembre (Braña, 1980). En León, el periodo larvario transcurre de abril a primeros de septiembre. La longitud de cabeza y cuerpo de los individuos metamórficos varía en León entre 20 mm y 29,1 mm (Alvarez *et al.*, 1988).

*Triturus marmoratus*, junto con las especies del grupo *cristatus*, son las únicas especies conocidas que mantienen un heteromorfismo cromosómico en todos los individuos independientemente de su sexo para el par cromosómico I. Esto significa que los homocigotos no sobreviven y por tanto que el 50% de su progenie muere. Pero lo más sorprendente es que esta pérdida de eficacia reproductiva se ha conservado desde que el subgénero *Neotriton* se originó, es decir, desde aproximadamente 15 millones de años. Más información sobre esta particularidad y sobre los estudios citogenéticos y moleculares de esta especie pueden encontrarse en Montori y Herrero (2004).

### **Demografía**

La edad a la que los tritones alcanzan la madurez sexual también presenta una importante variabilidad. Así, mientras en cautividad se alcanza a los tres años y medio (Barbadillo, 1987), en Francia lo hacen entre los 3 y 5 años en el noroeste de Francia (Francillot-Vieillot, 1990) o entre los 2-3 años en los machos y los 3-4 en las hembras en la Francia mediterránea (Jakob *et al.*, 2003). En Navarra Gosá y Sarasola (2010) constatan la obtención de la madurez sexual en los machos al segundo año de vida. En Portugal (Caetano, 1989, 1990) en poblaciones de baja altitud los machos alcanzan la madurez algo más tarde que las hembras (5 años frente a 4-5 en las hembras). Sin embargo, esta madurez puede retrasarse hasta el sexto año en las poblaciones de altitud elevada (Caetano, 1989, 1990).

Aunque en cautividad pueden alcanzar los 25 años de edad, en condiciones naturales Francillon-Vieillot *et al.* (1990) observaron que sólo un 10% tenían una edad superior a 10 años. La longevidad máxima estimada para esta población fue de 14 años, similar a la obtenida por Caetano *et al.* (1985) para Portugal. No existen diferencias apreciables entre sexos. Gosá y Sarasola (2010) estiman una tasa de crecimiento de 0.069 mm/día. Para la población de La Mayenne (Francillon-Vieillot *et al.*, 1990) fueron de 1,26 mm/año ( $\pm 0.55$  mm). Esta tasa de crecimiento es intermedia a la estimada por Caetano *et al.* (1985) quienes en dos poblaciones de Portugal situadas a 700 y 800 m de altitud obtienen tasas de crecimiento de 2,05 mm/año ( $\pm 0,36$  mm) y 1,13 mm/año ( $\pm 0,16$  mm), respectivamente. Jakob *et al.* (2003) estiman tasas de crecimiento para las poblaciones del Mediterráneo francés de 1,44 mm/año y 2,00mm/año para



hembras y machos respectivamente. La tasa de supervivencia de los adultos estimada por Caetano *et al.* (1985) fue de 0,65 para las poblaciones de baja altitud y 0,77 para las de montaña. Francillon-Vieillot *et al.* (1990) para poblaciones de llanura de Francia estima una tasa de supervivencia de 0,79. Jakob *et al.* (2003) indican que los modelos teóricos para la edad y el tamaño en la madurez predicen que las poblaciones anuales con una tasa de supervivencia baja maduran temprano y alcanzan un pequeño tamaño corporal, mientras que las poblaciones con períodos acuáticos más largos tienen tasas de supervivencia mayores, maduran más tarde y alcanzan un mayor tamaño de cuerpo.

Jakob *et al.* (2003) para charcas temporales del mediterráneo francés observan que las hembras alcanzan edades mayores que los machos. Las hembras alcanzan los nueve años de edad y ocho los machos. La mayoría de hembras presentes en la charca tienen 5 años de edad mientras que los machos tienen 4. Estos autores no observan diferencias entre años. Caetano *et al.* (1985) observan que en las poblaciones del norte de Portugal de baja altitud las hembras alcanzan una edad de 12 años mientras que los machos sólo alcanzan los 11 años de edad. Sin embargo, las poblaciones de altitud *Triturus marmoratus* es más longevo, alcanzando las hembras los 15 años de edad y los machos 14. Estos mismos autores observan también que en las poblaciones de baja altitud las clases de edad más representadas son 5 y 7 años para machos y hembras respectivamente, mientras que en las poblaciones de altitud, la moda se sitúa en los 8 y 9 años para machos y hembras respectivamente. Parece ser que en las poblaciones de baja altitud el reclutamiento es mucho más rápido, con una buena representación de los ejemplares adultos de pequeña edad, mientras que en altitud la pirámide de edad se encuentra sesgada hacia edades mayores. En esta situación el bajo reclutamiento se compensaría con una mayor fecundidad de las hembras al ser de mayor talla.

### Interacciones entre especies

Con frecuencia se encuentra en simpatria con *Lissotriton helveticus*. Menos frecuente es su coincidencia con *Ichthyosaura alpestris* (Diego-Rasilla, 2009), *Lissotriton boscai* y con *Pleurodeles waltl*.

En el límite de distribución con *T. pygmaeus* parece que compite con ventaja el tritón jaspeado. Globalmente la situación de *T. marmoratus* es más estable del que la de *T. pygmaeus*, aunque parezca estar en regresión en la costa oeste (Espregueira-Themudo y Arntzen, 2007). Los modelos ecogeográficos sugieren que se han alcanzado condiciones de equilibrio en la mayor parte de la zona de contacto entre *T. marmoratus* y *T. pygmaeus* (Arntzen y Espregueira Themudo, 2008).

En la región litoral de Portugal el flujo de genes es unidireccional desde *T. pygmaeus* hacia *T. marmoratus*. El río Tago no supone una barrera efectiva para el flujo de genes de *T. pygmaeus*. La Sierra de Gata podría representar una barrera pues allí es donde es menor el flujo de genes (Espregueira Themudo *et al.*, 2012)<sup>1</sup>.

### Estrategias antidepredatorias

Su principal mecanismo de defensa durante la fase acuática consiste en la huida. Se mueven con gran agilidad en este medio y ocasionalmente pueden agitar la cola levantándola frente al depredador. Como la mayor parte de los anfibios presentan secreciones cutáneas mucosas tóxicas o irritantes.

### Depredadores

Los adultos en la fase acuática sufren la predación por parte de las culebras de agua (*Natrix* sp.), ardeidos y cigüeñas. En tierra Diego-Rasilla y Ortiz-Santaliestra (2009) y Macías (2010) indican su consumo por parte de *Vipera* sp. y mustélidos como el hurón (*Mustela putorius*). Las pequeñas larvas están a la merced de insectos acuáticos, serpientes de agua y peces. Los huevos son depredados tanto por invertebrados como vertebrados acuáticos, incluso la propia especie.

## Parásitos y patógenos

Ver en Amenazas la infección por Iridovirus que parece ser se produjo mediante la introducción de individuos de perca sol (*Lepomis gibbosus*).

Se citan los siguientes parásitos: Nematodos: *Megalobatrachonema campanae*, *Megalobatrachonema terdentatum*, *Oxysomatium brevicaudatum*; Acantocéfalos: *Acanthocephalus anthuris* (Cordero del Campillo et al., 1994)<sup>1</sup>.

Otras contribuciones. 1. Alfredo Salvador. 16-10-2014

## Actividad

Como norma general *Triturus marmoratus* presenta un periodo de actividad acuático y otro terrestre. A lo largo de su área de distribución, existe gran variabilidad en la duración, inicio y final de estas dos fases, aunque el periodo acuático puede iniciarse ya en otoño en las localidades más meridionales y finalizar en verano en las más septentrionales. Existen incluso algunas localidades de las zonas de clima atlántico en las que pueden encontrarse individuos en el agua a lo largo de todo el año (Braña, 1980; Bas, 1982; Múgica, en: García-París, 1985), aunque ello no signifique que todos los adultos permanezcan en ella todo el año. De hecho, estos autores indican que en Galicia y Asturias, en febrero y marzo se produce un fuerte incremento en el número de tritones presentes en el agua, rarificándose enormemente a partir de junio. En las zonas de clima continental (meseta norte), según Barbadillo (1987) suelen escasear más en el agua en los meses más fríos (diciembre-enero), alargándose la actividad acuática hasta julio o agosto.

La entrada de los tritones en el agua suele coincidir con la finalización de los periodos más fríos del invierno. Así por ejemplo, en León y Asturias el periodo acuático se inicia en febrero, abandonando el agua en junio (Álvarez *et al.*, 1989; Braña *et al.*, 1986). Sin embargo, en Salamanca la actividad acuática es casi continua de junio a marzo (Lizana *et al.*, 1990). En el Parque Nacional de Peneda-Gerês en Portugal (Caetano, 1982; Caetano *et al.*, 1985), en las poblaciones de altura (Carris, 1.500 m), se produce una fase acuática de mayo a junio, durante la cual se reproducen, seguida de un periodo de unos dos meses (julio y agosto), durante los cuales los tritones regresan al medio terrestre, debido a la excesiva temperatura del agua. Posteriormente, en septiembre regresan a ella, y presentan una segunda reproducción, hasta el mes de diciembre, momento en el que abandonan el agua para invernar. Este doble periodo reproductor sólo ha sido descrito en esta población. El resto de poblaciones de Peneda-Gerês presentan un ciclo típico de inicio de la actividad a finales de invierno. En el sur de Cataluña, pueden iniciar el periodo acuático a partir de noviembre, con las lluvias de final de otoño, aunque la reproducción no se generaliza hasta finales de enero o febrero (Ferrán Martí, *com. pers.*). Sin embargo, en el norte de Cataluña, la entrada al agua se retrasa hasta enero-febrero, coincidiendo así con el inicio del periodo reproductor. En la localidad de los Aiguamolls del río Tordera la entrada en el agua de los adultos coincide con las primeras lluvias del mes de febrero (Campeny, 1987). En Sauleda (Girona), (Montori y Llorente datos inéditos) se observan los primeros ejemplares en el agua a finales de octubre, prolongándose la estancia en el medio acuático hasta el mes de mayo o junio. Datos muy parecidos obtienen Jakob *et al.* (1998, 2003a, b y c) para varias poblaciones de Beziers (Francia).

En el noroeste de Francia la migración hacia las charcas de reproducción se inicia en la segunda quincena de marzo prolongándose la entrada de tritones en el agua hasta mediados de mayo. La salida del agua se inicia en la segunda quincena de mayo y a finales de junio todos los tritones ya han abandonado el medio acuático (Bouton, 1986). En la reserva de Roque-Haute en el sudoeste de Francia (Jakob *et al.* 1998, 2003a, b y c), se ha observado que el periodo acuático se prolonga de noviembre a julio o incluso agosto. Diego-Rasilla y Luengo (2002) indican que los adultos se orientan hacia las charcas de puesta sirviéndose de las señales celestes durante las noches claras y no utilizan los campos electromagnéticos. Estos mismos autores (Diego-Rasilla y Luengo, 2004) demuestran que *Triturus marmoratus* presenta fonotaxis hacia los cantos de *Bufo calamita*, pero no a los de sapos verdes europeos. Por tanto parece ser que el reconocimiento del canto de las especies con las que son simpátricas los tritones jaspeados ayudan a localizar las charcas de reproducción. Ver otros datos de orientación en Fontanet (1991).

La invernada se produce normalmente en tierra, durante los meses de invierno, aunque algunas poblaciones pueden no invernar, o presentar una inactivación estival.

Existe muy poca información sobre la actividad de la especie durante la fase terrestre, aunque aparentemente deben presentar una gran movilidad pudiéndose encontrar ejemplares en puntos muy alejados de las charcas donde se reproducen. En la Península Ibérica únicamente se tiene constancia de migración entre charcas durante el periodo acuático en las poblaciones del macizo de Sant Llorenç del Munt (Barcelona) (Villero, 2000, 2004; Villero *et al.* 2006, 2007). En Francia (La Mayenne: Jehle, 2000; Jehle y Arntzen, 2000), un estudio mediante radiotelemetría observa que la primera noche de actividad terrestre los tritones se dirigen hacia sus refugios, desplazándose más de 137 m. Estos refugios están constituidos mayoritariamente por galerías de micromamíferos. Los desplazamientos a partir de la segunda noche son mucho más subterráneos y de menor magnitud (<6,8 m). La migración se realiza normalmente hacia zonas con cobertura arbórea o arbustiva, rehuyendo las zonas abiertas y los pastos.

Durante el período terrestre, la actividad se concentra en las primeras horas de la noche, especialmente húmedas o lluviosas, aunque en los días con niebla pueden presentar cierta actividad diurna (Montseny: Montori, datos inéditos). Curt y Galán (1982) indican que durante el día se refugian bajo piedras y troncos, mostrando una importante actividad nocturna en las noches húmedas o de lluvia principalmente de otoño, meses en los que frecuentemente son atropellados en las carreteras. Los recién metamorfoseados en algunas localidades del sur de Tarragona (Mas de Barberans) pueden permanecer en el agua hasta noviembre-diciembre (F. Martí, *com. pers.*). Este mismo autor indica que en determinadas albercas del sur de Cataluña los individuos juveniles pueden permanecer en el agua todo el tiempo, produciéndose en algunos de ellos retención de branquias. Sin embargo, los juveniles y subadultos por lo general mantienen una vida exclusivamente terrestre hasta la madurez sexual (Francillon-Vieillot *et al.*, 1990). Después de la metamorfosis es frecuente observarlos bajo piedras en los alrededores de la charca esperando condiciones favorables para iniciar la dispersión. Las larvas pueden observarse fácilmente durante todo el día entre la vegetación o bien al descubierto, no siendo especialmente nocturnas. En Salamanca (Lizana *et al.*, 1989) indican que los juveniles pueden observarse en actividad en tierra después de la puesta del sol.

Algunas conductas sobre el comportamiento y actividad en cautividad pueden encontrarse en Robalo y Almada (2002).

### **Dominio vital**

No hay datos.

### **Comportamiento**

Ver Biología de la reproducción.

### **Bibliografía**

- Albert, E.M., García-París, M. (2002). *Triturus marmoratus*. Pp. 67-69. En: Pleguezuelos, J.M., Márquez, R., Lizana, M. (Eds.). *Atlas y libro rojo de los anfibios y reptiles de España*. Dirección General de la Conservación de la Naturaleza-Asociación Herpetológica Española, Madrid.
- Álvarez, J., Salvador, A., López, P., Martín, J. (1989). Desarrollo larvario del tritón jaspeado *Triturus marmoratus* (Amphibia, Salamandridae) en una charca temporal del noroeste ibérico. *Miscel-lània Zoològica*, 13: 125-131.
- Alves de Matos, A.P., Loureiro, A., Carretero, M.A., Soares, C. (2002). Iridovirus-like particles in high mortality episode of *Triturus marmoratus* (Amphibia) from Portugal. *XIV<sup>th</sup> International Poxvirus & Iridovirus Workshop*, Lake Placid, New York.
- Araújo, M. B., Guilhaumon, F., Rodrigues Neto, D., Pozo Ortego, I., Gómez Calmaestra, R. (2011). *Impactos, vulnerabilidad y adaptación de la biodiversidad española frente al cambio*

*climático*. 2. Fauna de vertebrados. Dirección general de medio Natural y Política Forestal. Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino, Madrid. 640 pp.

Arntzen, J.W., Hedlund, L. (1990). Fecundity in the newts *Triturus cristatus*, *T. marmoratus* and their natural hybrids in relation to species coexistence. *Holarctic Ecology*, 13: 325-332.

Arntzen, J. W., Espregueira Themudo, G. (2008). Environmental parameters that determine species geographical range limits as a matter of time and space. *Journal of Biogeography*, 35 (7): 1177-1186.

Arntzen, J. W., Jehle, R., Bosch, J., Miaud, C., Tejedo, M., Lizana, M., Martínez-Solano, I., Salvador, A., García-París, M., Recuero Gil, E., Sá-Sousa, P., Márquez, R. (2009). *Triturus marmoratus*. En: *IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2009.2. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>.

Arntzen, J.W., Sparreboom, M. (1989). A phylogeny the Old World newts, genus *Triturus*: biochemical and behavioural data. *Journal of Zoology (London)*, 219: 645-664.

Astudillo, G., García-París, M., Prieto, J., Rubio, J.L. (1993). Primeros datos sobre la distribución de anfibios y reptiles en la provincia de Guadalajara (Castilla - La Mancha, España). *Revista Española de Herpetología*, 7: 75-87.

Ayres, C. (2007). *Triturus marmoratus* (marbled newt). Newt predation. *Herpetological Review*, 38 (4): 434.

Barbadillo, L.J. (1987). *La guía de INCAFO de los anfibios y reptiles de la Península Ibérica, Islas Baleares y Canarias*. INCAFO. Madrid. 694 pp.

Bas, S. (1982). La comunidad herpetológica de Caurel: Biogeografía y Ecología. *Amphibia-Reptilia*, 3: 1-26.

Bas, S. (1984). Biogeografía de los Anfibios y Reptiles de Galicia, un ensayo de síntesis. *Amphibia-Reptilia*, 5: 289-310.

Bouton, N. (1986). Donnés sur la migration de *Triturus cristatus* et *T. marmoratus* (Urodela, Salamandridae) dans le département de La Mayenne (France). *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, 40: 43-51.

Braña, F. (1980). Notas sobre el género *Triturus* Rafinesque, 1815. (Amphibia: Caudata). I.- Observaciones fenológicas y sobre el desarrollo larvario de *Triturus marmoratus*, *T. alpestris* y *T. helveticus*. *Boletín de Ciencias de la Naturaleza I.D.E.A.*, 26: 211-220.

Braña, F., de la Hoz, M., Lastra, C. (1986). Alimentación y relaciones tróficas entre las larvas de *Triturus marmoratus*, *T. alpestris* y *T. helveticus* (Amphibia, Caudata). *Doñana, Acta Vertebrata*, 13: 21-33.

Budo, J. (1998). Un ejemplar albino parcial de *Triturus marmoratus* en el Pirineo Oriental (Serra de l'Albera). *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 9: 38-39.

Caetano, M.H. (1982). Les amphibiens et les reptiles du Parc National de Peneda-Gerês (Portugal). *Bulletin de la Société Herpetologique de France*, 24: 33-44.

Caetano, M.H. (1989). Age, growth in *Triturus marmoratus* and *Triturus boscai* from different populations. *Abstract Book, First World Congress of Herpetology*, Canterbury: Sin paginar.

Caetano, M.H. (1990). Use and results of skeletochronology in some urodeles (*Triturus marmoratus*, Latreille 1800 and *Triturus boscai* Lataste 1879). *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie*, 11: 197-199.

Caetano, M. H. (1991). Anomalies et regeneration des membres chez *Triturus marmoratus* (Latreille, 1800). *Bulletin de la Societe Herpetologique de France*, Suppl. No. 57: 53-58.

Caetano, M.H., Castanet, J., Francillon, H. (1985). Détermination de l'âge de *Triturus marmoratus marmoratus* (Latreille, 1800) du Parc National de Peneda-Gerês (Portugal) par squeletteochronologie. *Amphibia-Reptilia*, 6: 117-132.

- Campeny, R. (1987). Amfibis i rèptils dels aiguamolls de Tordera. *L'Atzavara*, 5: 31-38.
- Carvalho, F., Mira, A. (2011). Comparing annual vertebrate road kills over two time periods, 9 years apart: a case study in mediterranean farmland. *European Journal of Wildlife Research*, 57: 157-174.
- Castanet, J., Guyétant, R. (coord.). (1989). *Atlas de repartition des Amphibiens et Reptiles de France*. Société Herpetologique de France. Université de Paris.
- Cordero del Campillo, M., Castañón Ordóñez, L., Reguera Feo, A. (1994). *Índice- catálogo de zooparásitos ibéricos*. Segunda edición. Secretariado de publicaciones, Universidad de León.
- Crespo-Díaz, A., Sanz-Azkue, I. (2009). Depredación de un adulto de tritón palmeado (*Lissotriton helveticus*) por tritón jaspeado (*Triturus marmoratus*). *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 20: 45-47.
- Cruz, M. J., Segurado, P., Sousa, M., Rebelo, R. (2008). Collapse of the amphibian community of the Paul do Boquilobo Natural Reserve (central Portugal) after the arrival of the exotic American crayfish *Procambarus clarkii*. *Herpetological Journal*, 18 (4): 197-204.
- Curt, J., Galán, P. (1982). *Esos anfibios y reptiles gallegos*. J. Curt. Pontevedra.
- Díaz-Paniagua, C., López-Jurado, L.F. (1981). Notas sobre las larvas de urodelos de la mitad sur de la Península Ibérica: caracteres diferenciadores y desarrollo. *Boletín de la Estación Central de Ecología*, 20: 27-34.
- Diego-Rasilla, F. (2000). Malformaciones en una población de *Triturus marmoratus*. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 11 (2): 88-89.
- Diego-Rasilla, F.J. (2003). Depredación de una puesta de sapo corredor (*Bufo calamita*) por tritones jaspeados (*Triturus marmoratus*). *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 14: 31-32.
- Diego-Rasilla, F. J. (2009). Tritón alpino - *Mesotriton alpestris*. En: *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. Salvador, A., Martínez-Solano, I. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
- Diego-Rasilla, F.C., Luengo, R.M. (2002). Celestial orientation in the marbled newt (*Triturus marmoratus*). *Journal of Ethology*, 20: 137-141.
- Diego-Rasilla, F.C., Luengo, R.M. (2004). Heterospecific call recognition and phonotaxis in the orientation behavior of the marbled newt, *Triturus marmoratus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 55: 556–560.
- Diego-Rasilla, F. J., Luengo, R. M., Rodríguez-García, L. (2007a). *Triturus marmoratus* (marbled newt): albinism. *Herpetological Review*, 38 (1): 68.
- Diego-Rasilla, F. J., Luengo, R. M., Rodríguez-García, L. (2007b). *Triturus marmoratus* (marbled newt): limb abnormalities. *Herpetological Review*, 38 (1): 68.
- Diego-Rasilla, F.J., Ortiz-Santaliestra, M. (2009). *Naturaleza en Castilla y León. Los Anfibios*. Publicaciones de Caja de Burgos. Medio Ambiente. 237pp.
- Docampo, L., del Campo, C.A., Rico, E. (1987). Investigaciones sobre el tritón jaspeado *Triturus marmoratus* (Latreille, 1768), en el norte de España. II Reproducción. *Cuadernos de Investigación Biológica (Bilbao)*, 10: 23-33.
- Dorda, J., Esteban, M., (1986). Evolution and subspeciation of iberian *Triturus marmoratus*. Pp 159-163. En: Rocek, Z. (Ed.). *Studies in Herpetology (Proceedings of the Third Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica)*. Charles University Press. Prague.
- Duget, R., Melki, F. (Eds.). (2003). *Les Amphibiens de France, Belgique et Luxemburg*. Collection Parthénope, Editions Biotope, Mèze (France).

Esprequeira-Themudo, G., Arntzen, J. W. (2007a). Newts under siege: range expansion of *Triturus pygmaeus* isolates populations of its sister species. *Diversity and Distributions*, 13: 580-586.

Esprequeira-Themudo, G., Arntzen, J.W. (2007b). Molecular identification of marbled newts and a justification of species status for *Triturus marmoratus* and *T. pygmaeus*. *Herpetological Journal*, 17: 24-30.

Esprequeira-Themudo, G., Arntzen, J.W. (2008). *Triturus marmoratus*. Pp. 102-103. En: Loureiro, A., Ferrand de Almeida, N., Carretero, M.A., Paulo, O.S. (Eds.). *Atlas dos Anfíbios e Répteis de Portugal*. Instituto da Conservação da Natureza e da Biodiversidade, Lisboa.

Esprequeira Themudo, G., Nieman, A. M., Arntzen, J. W. (2012). Is dispersal guided by the environment? A comparison of interspecific gene flow estimates among differentiated regions of a newt hybrid zone. *Molecular Ecology*, 21 (21): 5324-5335.

Fontanet, X. (1991). Estudio sobre la capacidad de orientación de *Triturus marmoratus* (Latreille 1800) y *Triturus alpestris* (Laurenti 1768) (Amphibia, Salamandridae). *Revista Española de Herpetología*, 6: 91-100.

Francillon-Viellot, H., Arntzen, J.W., Geraudie, J. (1990). Age, growth and longevity of sympatric *Triturus cristatus*, *T. marmoratus* and their hybrids (Amphibia, Urodela). A skeletochronological comparison. *Journal of Herpetology*, 24: 13-22.

Galán, P. (2011). Anfíbios con malformaciones en el Parque Natural das Fragas do Eume (A Coruña, Galicia). *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 22: 65-67.

García-París, M., (1985). *Los anfibios de España*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid.

García-París, M., Arano, B., Herrero, P. (2001). Molecular characterization of the contact zones between *Triturus pygmaeus* and *T. marmoratus* (Caudata: Salamandridae) in Central Spain and their taxonomic assessment. *Rev. Esp. Herp.*, 15: 115-126.

García-París, M, Herrero, P., Martín, C., Dorda, J., Esteban, M., Arano, B. (1993). Morphological characterization, geographical distribution and cytogenetic analysis of the pygmy marbled newt *Triturus marmoratus pygmaeus* (Wolterstorff, 1905). *Bijdragen tot de Dierkunde*, 63: 3-14.

García-París, M., Montori, A., Herrero, P. (2004). Amphibia. Lissamphibia. Pp. 1-640. En: Ramos M.A. et al. (Eds.). *Fauna Ibérica*, vol 24. Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid.

González-Prieto, S., Villarino, A., Freán, M. M. (1993). Mortalidad de vertebrados por atropello en una carretera nacional del NO de España. *Ecología*, 7: 375-389.

Gosá, A., Arias, A. (2009). Estado de las poblaciones de anfibios en un parque urbano de Pamplona. *Munibe* (Ciencias Naturales - Natur Zientziak), 57: 169-183.

Gosá, A., Sarasola, V. (2010). Algunos rasgos de la historia vital de los adultos de tritón jaspeado (*Triturus marmoratus*) en charcas de colonización reciente. *Munibe* (Ciencias Naturales - Natur Zientziak), 58: 111-129.

Halliday, T. (1977). The courtship of european newts. An evolutionary perspective. Pp. 185-232. En: Taylor, D.H., Guttman, S.I. (Eds.). *The reproductive biology of amphibians*. Plenum, NY.

Herrero, P., Montori, A., Arano, B. (2003a). *Triturus marmoratus*. Pp. 515-541. En: Grossenbacher, K., Thiesmeier, B. (Eds.). *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Schwanzlurche (Urodela) IIA. Salamandridae II: Triturus 1*. Aula-Verlag.

Herrero, P., Montori, A., Arano, B. (2003b). *Triturus pygmaeus*. Pp. 543-553. En: Grossenbacher, K., Thiesmeier, B. (Eds.). *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Schwanzlurche (Urodela) IIA. Salamandridae II: Triturus 1*. Aula-Verlag.



Horta, N. (1984). Notes sobre el comportament de *Triturus marmoratus* Latreille 1800. *Butlletí de la Societat Catalana d'Ictiologia i Herpetologia*, 7: 21-30.

Jakob, C., Hoffmann, O., Braun, C., Crivelli, A.J., Veith, M. (1998). Characteristics of intra-pool egg deposition sites of *Triturus marmoratus* (Latreille, 1800) and *Triturus helveticus* (Razoumowski, 1789). Pp. 215-219. En: Miaud, C., Guyétant, R. (Eds.). *Current studies in herpetology*. Le Bourget du Lac. France.

Jakob, C., Miaud, C., Crivelli, A., Veith, M. (2003a). How to cope with periods of drought? Age at maturity, longevity, and growth of marbled newts (*Triturus marmoratus*) in Mediterranean temporary ponds. *Can. J. Zool.*, 81: 1905–1911.

Jakob, C., Miaud, C., Crivelli, A., Veith, M. (2003b). Comment répondre aux variations de durée de la sécheresse ? Age à la maturité, longévité et croissance d'une population de tritons marbrés (*Triturus m. marmoratus*) dans des mares temporaires méditerranéennes. *Résumés des communications. Congrès SHF. Banyuls sur Mer*. Sin paginar.

Jakob, C., Poizat, G., Veith, M., Seitz, A., Crivelli, A.J. (2003c). Breeding phenology and larval distribution of amphibians in a Mediterranean pond network with unpredictable hydrology. *Hydrobiologia*, 499: 51–61.

Jehle, R. (2000). The terrestrial summer habitat of radio-tracked great crested newts (*Triturus cristatus*) and marbled newts (*T. marmoratus*). *Herpetol. J.*, 10: 137–142.

Jehle, R., Arntzen, J.W. (2000). Post-breeding migrations of newts (*Triturus cristatus* and *T. marmoratus*) with contrasting ecological requirements. *J. Zool. London*, 251: 297-306.

Jehle, R., Arntzen, J.W., Burke, T., Krupa, A.P., Hölldt, W. (2001). The annual number of breeding adults and the effective population size of syntopic newts (*Triturus cristatus*, *Triturus marmoratus*). *Molecular Ecology*, 10: 839-850.

Lizana, M., Ciudad, M.J., Pérez Mellado, V. (1986). Uso de los recursos tróficos en una comunidad ibérica de anfibios. *Revista Española de Herpetología*, 1: 207-271.

Lizana, M., Ciudad, M.J., Pérez Mellado, V. (1988). Distribución altitudinal de la herpetofauna del Macizo Central de la Sierra de Gredos. *Revista Española de Herpetología*, 3: 55-67.

Lizana, M., Ciudad, M.J., Pérez Mellado, V. (1989). Actividad, reproducción y uso del espacio en una comunidad de anfibios. *Treballs de la Societat Catalana d'Ictiologia i Herpetologia*, 2: 92-127.

Lizana, M., Pérez-Mellado, V., Ciudad, M.J. (1990). Analysis of the structure of an amphibian community in the Central System of Spain. *Herpetological Journal*, 1: 435-446.

Llorente, G.A., Montori, A., Santos, X., Carretero, M.A. (1995). *Atlas dels amfibis i rèptils de Catalunya i Andorra*. El Brau. Figueres.

Macias, M. (2010). *Amfibis i rèptils de La Garrotxa*. Biblioteca Andreu Teixidor. Bubok Publishing S.L.

Marco, A., Lizana, M., Alvarez, A., Blaustein, A. R. (2001). Title: Egg-wrapping behaviour protects newt embryos from UV radiation. *Animal Behaviour*, 61 (3): 639-644.

Martínez-Solano, I. (2000). *Pelobates cultripes* (Iberian Spadefoot Toad). Predation. *Herpetological Review*, 31: 235.

Matallanas, J., Lombarte, A. (1990). A propos d'un cas d'albinisme chez *Triturus marmoratus* (Latreille, 1800) (Amphibia: Urodela) de la Catalogne. *Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural*, 58 (Sec. Zool. 8): 83-85.

Montori, A., Herrero, P. (2004). Caudata. Pp.43-275. En: García-París, M., Montori, A., Herrero, P. (Eds.). *Amphibia, Lissamphibia. Fauna Ibérica*, vol. 24. Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC. Madrid.

Montori, A., Llorente, G.A. (coord.) (2005). Lista patrón actualizada de la herpetofauna española. Conclusiones de nomenclatura y taxonomía para las especies de anfibios y reptiles de España. AHE. Barcelona.

Montori, A., Llorente, G. A., Carretero, M. A., Santos, X. (2001). La gestión forestal en relación a la herpetofauna. Pp. 251-289. En: Camprodon, J., Plana, E. (Eds.). *Conservación de la Biodiversidad y gestión forestal: Su aplicación en la fauna vertebrada*. Edicions de la Universitat de Barcelona-Centre Tecnològic Forestal de Catalunya.

Montori, A., Llorente, G. A., Carretero, M. A., Santos, X., Richter-Boix, A., Franch, M., Garriga, N. (2007). Bases para la gestión forestal en relación con la herpetofauna. Pp. 275-335. En: Camprodon i Subirach, J., Plana Bach, E. (Eds.). *Conservación de la biodiversidad, fauna vertebrada y gestión forestal*. 2ª edición revisada y ampliada. Universitat de Barcelona.

Moreno-Valcárcel, R., Ruiz-Navarro, A. (2009). Gambusia – *Gambusia holbrooki*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Salvador, A. (Ed.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>

Orizaola, G., Braña, F. (2003). Response of predator-naive newt larvae to food and predator presence. *Canadian Journal of Zoology*, 81: 1845-1850.

Orizaola, G., Braña, F. (2006). Effect of salmonid introduction and other environmental characteristics on amphibian distribution and abundance in mountain lakes of northern Spain. *Animal Conservation*, 9 (2): 171-178.

Orizaola, G., Rodríguez Del Valle, C. (2000). Caudata: *Triturus marmoratus* (marbled newt). Predation. *Herpetological Review*, 31 (4): 233.

Pleguezuelos, J.M.; Márquez, R., Lizana, M. (Eds.) (2002). *Atlas y libro rojo de los anfibios y reptiles de España*. Dirección General de la Conservación de la Naturaleza-Asociación Herpetológica Española.

Rafaëlli, J. (2007). *Les urodèles du monde*. Penclen Editions.

Recuero-Gil, E., Campos-Asenjo, O. (2002). *Triturus marmoratus* (marbled newt): polymely. *Herpetological Bulletin*, 82: 31-32.

Rivera, X., Sáez, R. (2003). La fauna acuática introducida y su impacto sobre los anfibios y reptiles. *Quercus*, 205: 22-27.

Robalo, J.I., Almada, V.C. (2002). Some features af the behaviour of the marbled newt *Triturus marmoratus* (Latreille, 1800) in captivity. *Acta Ethologica*, 4: 81-84.

Rodríguez, A.J. (1985). Competencia trófica entre *Pleurodeles waltli* y *Triturus marmoratus* (Amphibia, Caudata) durante su desarrollo larvario en cursos fluviales temporales. *Alytes (Mérida)*, 3: 21-30.

Romero, D., Olivero, J., Márquez, A. L., Báez, J. C., Real, R. (2014). Uncertainty in distribution forecasts caused by taxonomic ambiguity under climate change scenarios: a case study with two newt species in mainland Spain. *Journal of Biogeography*, 41 (1): 111-121.

Sáez, R., Rivera, X. (1999). Balanç de la situació dels Amfibis i Rèptils vinculats al pantà de Vallvidrera. *Bull. Soc. Cat. D'Herp.*, 14: 37-43.

Sáez, F.J., Fraile, B., Paniagua, R. (1990). Histological and quantitative changes in the annual testicular cycle of *Triturus marmoratus marmoratus*. *Canadian Journal of Zoology*, 68: 63-72.

Salvador, A., García-París, M. (2001). *Anfibios españoles. Identificación, historia natural y distribución*. Canseco Editores S.L. Talavera de la Reina.

Santos, F.J., Salvador, A., García, C. (1986). Dieta de las larvas de *Pleurodeles waltli* y *Triturus marmoratus* (Amphibia: Salamandridae) en simpatria en dos charcas temporales de León. *Revista Española de Herpetología*, 1: 293-313.

- School, J., Zuiderwijk, A. (1981). Ecological isolation in *Triturus cristatus* and *Triturus marmoratus* (Amphibia: Salamandridae). *Amphibia-Reptilia*, 3/4: 235-252.
- Sillero, N. (2008). Amphibian mortality levels on Spanish country roads: descriptive and spatial analysis. *Amphibia-Reptilia*, 29: 337-347.
- Sparreboom, M. (1986). Note préliminaire sur le comportement sexuel du triton crêté (*Triturus cristatus*) et du triton marbré (*Triturus marmoratus*) dans des conditions expérimentales. *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, 40: 36-42.
- Sparreboom, M., Teunis, B. (1990). The courtship display of the marbled newt *Triturus m. marmoratus*. *Amphibia-Reptilia*, 11: 351-361.
- Villero, D. (2000). La població de tritó verd (*Triturus marmoratus*) al Parc Natural de Sant Llorenç del Munt i l'Obac. Dades preliminars. V *Trobada d'Estudiosos de Sant Llorenç del Munt i l'Obac. Monografies*, 35: 105-108.
- Villero, D. (2002). La població de tritó verd (*Triturus marmoratus*) al Parc Natural de Sant Llorenç del Munt i l'Obac. Dades preliminars. V *Trobada d'Estudiosos de Sant Llorenç del Munt i l'Obac. Monografies*, 35: 105-108.
- Villero, D. (2004). Biología d'una població reproductora de *Triturus marmoratus* (Urodela, Salamandridae) a Sant Llorenç del Munt i l'Obac, Barcelona. Memoria DEA. Universitat de Barcelona. 61pp.
- Villero, D., Montori, A., Llorente, G.A. (2006). Alimentación de los adultos de *Triturus marmoratus* (Urodela, Salamandridae) durante el período reproductor en Sant Llorenç del Munt, Barcelona. *Revista Española de Herpetología*, 20:57-70.
- Villero, D., Llorente, G.A., Montori, A. (2007). El tritó verd (*Triturus marmoratus*, Urodela) a Sant Llorenç del Munt i l'Obac. VI *Trobada d'Estudiosos de Sant Llorenç del Munt i l'Obac*: 151-155.
- Wallis, G.P., Arntzen, J.W. (1989). Mitochondrial-DNA variation in the crested newt superspecies: Limited cytoplasmic gene flow among species. *Evolution*, 43: 88-104.
- Wolterstorff, W. (1905). Zwergformen der Paläarktischen Urodelen. *Comptes Rendues du 6 Congres International de Zoologie, Berne*: 258-263.
- Zuiderwijk, A. (1986a). Competition, coexistence and climatic conditions: Influence on the distribution of the Warty Newt, *Triturus cristatus*, in Western Europe. Pp. 679-684. En: Rocek Z. (Ed.). *Studies in Herpetology (Proceedings of the Third Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica)*. Charles University Press. Prague.
- Zuiderwijk, A. (1986b). Interaction et accouplement du triton crêté et du triton marbré (Urodela, Salamandridae). Méthodes d'observation. *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, 40: 28-35.
- Zuiderwijk, A. (1990). Sexual strategies in the newts *Triturus cristatus* and *Triturus marmoratus*. *Bijdragen tot de Dierkunde*, 60: 51-64.
- Zuiderwijk, A., Sparreboom, M. (1986). Territorial behaviour in crested newt *Triturus cristatus* and marbled newt *T. marmoratus* (Amphibia, Urodela). *Bijdragen tot de Dierkunde*, 56: 205-213.